

Bakterie magnetotaktyczne i ich minerały

Zbigniew Sawłowicz¹



Magnetotactic bacteria and their minerals. Prz. Geol., 64: 328–337.

Abstract. Magnetotactic bacteria (MTB) produce magnetic minerals, magnetite (Fe_3O_4) and greigite (Fe_3S_4) in their cells. These magnetosome crystals form chains which allow bacterial cells to align with the Earth magnetic field. Magneto-aerotaxis allows bacteria to find optimal growth conditions in the water column. MTB species and their habitats are described, along with the description of minerals and the origin of magnetosomes. Fossil MTB are used to solve different geological problems they especially influence rock magnetism. Cultured magnetotactic bacteria and their nanominerals find more and more applications in many disciplines.

Keywords: bacteria, magnetotaxis, aerotaxis, magnetite, greigite

Bakterie magnetotaktyczne (MTB) budzą, szczególnie w ostatnich latach, ogromne zainteresowanie z uwagi na ich dość nietypowe zachowanie, wciąż nie do końca poznaną genezę, a także wzrastającą liczbę potencjalnych zastosowań. Odzwierciedleniem tego zainteresowania jest ogromna liczba publikacji na ich temat. Wśród przeglądowych prac warto polecić opracowania takich autorów jak np.: Bazylinski i in. (1995), Pósfai i in. (1998b), Bazylinski & Frankel (2004), Kasama i in. (2006), Schüller (2006), Frankel i in. (2007), Faivre & Schüller (2008), Kopp & Kirschvink (2008), Lefèvre & Bazylinski (2013) i Araujo i in. (2015).

Wiadomo nie od dziś, że wielkie odkrycia chadzą czasem dziwnymi drogami. Za odkrywcę bakterii magnetotaktycznych uważa się amerykańskiego mikrobiologa Richarda P. Blakemore'a (1975). Warto jednak pamiętać, że pierwszego opisu tych bakterii dostarczył w 1958 r. włoski lekarz z Padwy Salvatore Bellini, który pięć lat później napisał dwa manuskrypty na ten temat, jednak wydłużony panel uczonych nie zgodził się wówczas na ich opublikowanie (zob. Frankel, 2009).

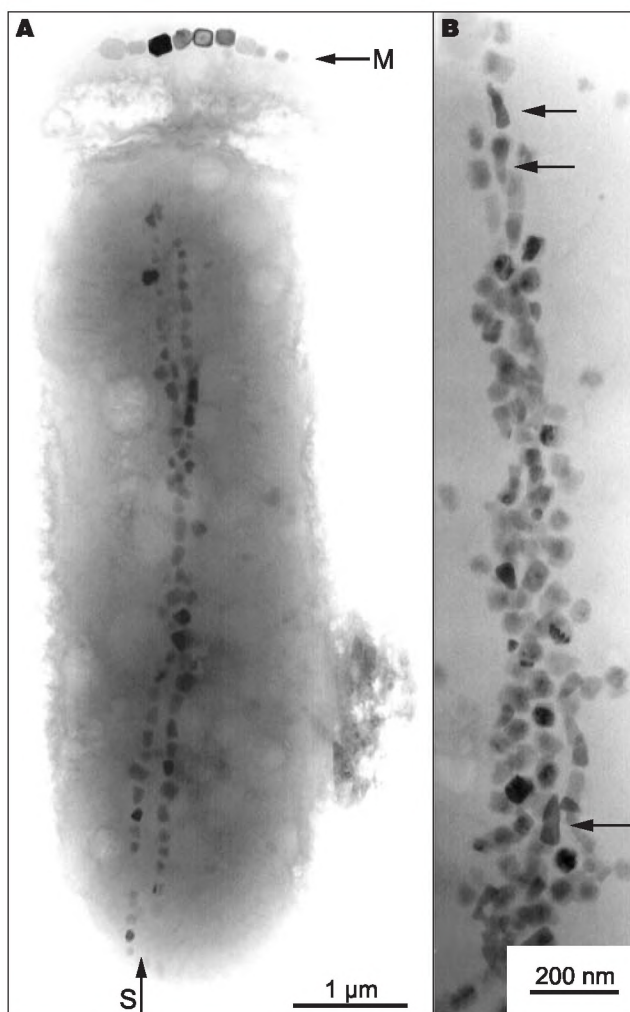
Bakterie magnetotaktyczne (MTB – *magnetotactic bacteria*) to grupa bakterii, które układają się wzdłuż linii pola magnetycznego Ziemi. Czynią to przy użyciu specyficznych organelli, zwanych magnetosomami, które zawierają kryształy magnetycznych minerałów (ryc. 1, 2). Uważa się, że łańcuch zbudowany z 10–20 magnetosomów o wielkości 50 nm, powinien być wystarczająco długi, żeby MTB mogła się orientować w polu magnetycznym Ziemi w temperaturze pokojowej. Te nanomagnesy wymuszają na bakteriach (nawet obumarłych) odpowiednie ułożenie (podobnie do igły kompasu). Wszystkie MTB wytwarzają magnetosomy, składające się z dwóch rodzajów ferromagnetycznych i izostrukturnalnych minerałów (wielkości rzędu nanometrów) – magnetytu (Fe_3O_4) lub greigitu (Fe_3S_4), zamkniętych w fosfolipidowych dwuwarstwowych membranach (pęcherzykach) (Gorby i in., 1988; Bazylinski & Frankel, 2004). W początkach badań nad MTB produkującymi siarczki Mann i in. (1990) stwierdzili w nich także obecność piryty, lecz kolejne badania nie potwierdziły tego. Warto dodać, że magnetyt występuje nie tylko w bakteriach, ale także w organizmach wielokomórkowych (Lowenstam & Kirschvink, 1985).

MTB są bardzo szeroko rozprzestrzenione i występują w różnorodnych środowiskach wodnych. Są jednak trudne do wyizolowania i wymagają specyficznych warunków hodowli. Z tego też powodu znanych jest jedynie kilka czystych kultur MTB, głównie *Magnetospirillum* (np. *M. magnetotacticum* MS-1, *M. gryphiswaldense* i *M. magnetotacticum* AMB-1) (Schüller, 2002). Szczególny urok bakterii magnetotaktycznych polega na interdyscyplinarności ich badań, łączących wysiłki geochemików, mineralogów, oceanografów, mikrobiologów, genetyków i nanotechnologów. Bakterie magnetotaktyczne są też coraz powszechniej wykorzystywane w rozmaitych dziedzinach nauki, np.: mineralogii, krystalografii, geologii, limnologii, mikrobiologii, astrobiologii, fizyce, chemii, biofizyce, biochemii, medycynie, a także technice medycznej (Bazylinski & Schübbe, 2007).

RODZAJE MTB

Wszystkie MTB są ruchliwe dzięki posiadanej wici, a struktura ich ściany komórkowej jest charakterystyczna dla gram-ujemnych bakterii. MTB są prokariotami, bardzo zróżnicowanymi pod względem morfologii, filogenezy i fizjologii (Spring & Bazylinski, 2000). Morfologia MTB jest zróżnicowana – od pałeczek przez formy kuliste do spiralnych (ryc. 1), są także MTB (ryc. 2) wielokomórkowe (magnetotaktyczny organizm prokariotyczny MMP lub magnetotaktyczny wielokomórkowy agregat MMA – Lins & Farina, 1999). Kształt tych ostatnich, elipsoidalny lub kulisty, jest wynikiem środowiskowej adaptacji (Du i in., 2015). Niektóre bakterie, np. *Magnetobacterium bavaricum* (filogenetycznie związane z bakteriami redukującymi siarczany), znalezione w strefie OATZ (*Oxic-Anoxic Transition Zone*) lub OAI (*Oxic-Anoxic Interface*) słodkowodnego jeziora w Bawarii, są sferycznymi nagromadzeniami 20–30 komórek, które poruszają się wspólnie (Spring i in., 1993). Wszystkie znane MTB należą filogenetycznie do trzech klas (*Alfa*-, *Delta*- lub *Gammaproteobacteria*) gromady Proteobacteria, gromady Nitrospirae lub proponowanego wydzielenia OP3 (część bakteryjnego superkrólestwa PVC) (Lefèvre & Bazylinski, 2013). Biomineralizacja w MTB jest zróżnicowana. Magnetosomy magnetytu występują we

¹ Instytut Nauk Geologicznych, Uniwersytet Jagielloński, ul. Oleandry 2A, 30-063 Kraków; zbigniew.sawlowicz@uj.edu.pl.



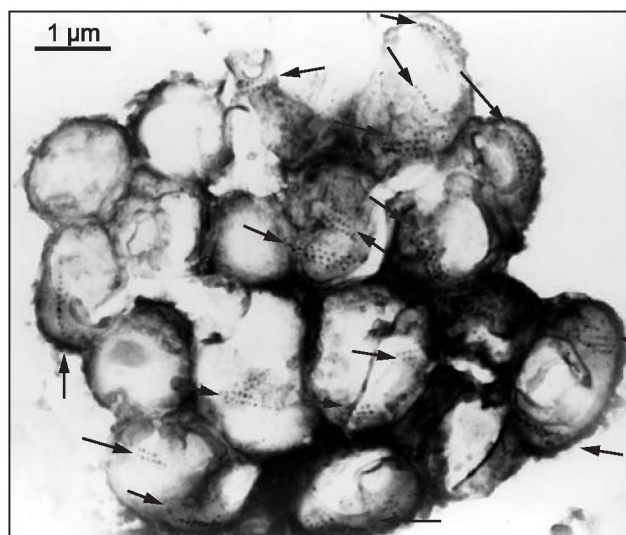
Ryc. 1. Typowa bakteria magnetotaktyczna tworząca greigit. **A** – bakteria ze Sweet Springs z dwoma łańcuchami magnetosomów greigitowych (S), połączona z mniejszą komórką zawierającą wyłącznie magnetosomy magnetytowe; **B** – wielocząsteczkowy łańcuch greigitowych magnetosomów w bakterii z Salt Pond – strzałkami zaznaczone kryształy wydłużone i zakończone w szpic (z Pósfai i in., 1998, za zgodą American Mineralogist)

Fig. 1. Typical magnetotactic bacteria producing greigite. **A** – bacteria from Sweet Springs with two chains of greigite magnetosomes (S), connected with a smaller cell containing exclusively magnetite magnetosomes; **B** – multiparticle chain of greigite magnetosomes in bacteria from Salt Pond – arrows denote pointed elongated crystals (from Pósfai et al., 1998, with permission of American Mineralogist)

wszystkich gatunkach MTB, natomiast magnetosomy greigitu jedynie w bakteriiach redukujących siarczany (*Deltaproteobacteria*) (Lefèvre & Bazylinski, 2013). Warto zwrócić uwagę, że niektóre magnetotaktyczne eukarionty zawierają magnetosomy, najprawdopodobniej jako wynik spożywania MTB (Bazylinski i in., 2000, 2012). Z brazylijskich lasów namorzynowych wyizolowano np. magnetotaktyczne glony z rodzaju *Anisonema* (Euglenophyceae, klejnotki), zawierające w komórkach liczne łańcuchy magnetosomów magnetytu (de Araujo i in., 1986).

ŚRODOWISKA

MTB stwierdzano niemalże we wszystkich środowiskach wodnych, głównie o temperaturze pokojowej i przy obojętnym pH. Są one przede wszystkim autochtoniczne



Ryc. 2. Wielokomórkowy magnetotaktyczny organizm prokariotyczny (MMP) z Salt Pond – magnetosomy greigitowe zaznaczone strzałkami (z Pósfai i in., 1998, za zgodą American Mineralogist)

Fig. 2. Multicellular magnetotactic prokaryote from Salt Pond – arrows denote greigite magnetosomes (from Pósfai et al., 1998, with permission of American Mineralogist)

w środowiskach chemicznie stratyfikowanej kolumny wody lub osadu. Występują głównie w strefie przejściowej tlenowo-beztlenowej lub beztlenowej, lub też w obu z wymienionych (np. Kopp & Kirschvink, 2008; ryc. 3).

W jednym rodzaju bakterii lub nawet komórce mogą występować różne minerały magnetosomów. Tworzenie zróżnicowanych mineralnie magnetosomów jest w dużym stopniu uzależnione od środowiska w jakim żyją MTB. Słodkowodne bakterie magnetotaktyczne wytwarzają prawie wyłącznie magnetyt, natomiast redukcyjne, siarczkowe środowiska (morskie, słone jeziora i bogate w siarkę trzęsawiska) sprzyjają tworzeniu greigitu (np. Farina i in., 1990; Mann i in., 1990; Bazylinski & Frankel, 2004; Simmons i in., 2004; Lefèvre i in., 2011b). Keim i in. (2003) stwierdzili obecność różnych minerałów w tych samych bakteriiach (zob. ryc. 1), lecz żyjących w różnych warunkach środowiskowych. Niekiedy w tej samej lokalizacji mogą występować różne bakterie, zawierające magnetosomy zbudowane z odmiennych minerałów. Przykładem może być meromiktyczny zbiornik Salt Pond w Massachusetts (USA), gdzie w strefie chemokliny w najwyższej jej części występują kuliste komórki bakterii (ziarniaki, łac. *cocci*) z magnetytem, zaś w jej części najniższej zbitki komórek bakterii (pakietowce, łac. *sarcina*) z greigitem (Simmons i in., 2004). MMP zawierają zazwyczaj greigit w swoich komórkach (Pósfai i in., 1998a, b), jednakże zdarza się, że w zmiennych warunkach środowiskowych może powstawać albo greigit albo magnetyt (Keim i in., 2003). Lefèvre i in. (2011a) wyizolowali z brakicznych źródeł bakterie produkującą greigit, która w laboratorium mogła biomineralizować zarówno greigit, jak i magnetyt, w zależności od warunków eksperymentu.

W ostatnich latach odkryto MTB w bardzo ekstremalnych środowiskach (Bazylinski & Lefèvre, 2013), np. w gorących źródłach Nevady (temp. do 63°C) czy w słonym i alkalicznym (pH >9,0) jeziorze Mono Lake.

MAGNETO- I AEROTAKSJA WIDZIANA PRZEZ PRYZMAT MIKROSKOPU I MAGNESU ORAZ WIELKIEGO OCEANU

Ciekawe jest zachowanie się MTB w przestrzeni. Dla bakterii, które z uwagi na swoje niewielkie rozmiary i masę oraz niską liczbę Reynoldsa mają utrudnione poruszanie się w wodzie (zob. <http://kalcyt.blogspot.com>), ich cechy magnetyczne mogą być ważną zaletą. Zamiast poruszać się bezkierunkowo w przestrzeni, bakterie zmiierają prosto do celu. Bakterie z półkuli północnej układają się w kierunku północnego bieguna magnetycznego Ziemi, zaś te z półkuli południowej odwrotnie. MTB możemy podzielić na dwa rodzaje, zależne od kierunku poruszania się, tzw. NS (*North-seeking*) i SS (*South-seeking*). Nie zawsze jednak tak jest. Populacja SS MTB została odkryta także na północnej półkuli (Simmons i in., 2006). Żywe komórki nie są przyciągane lub odpychane przez magnes, ale aktywnie „płyną” w jego stronę lub w przeciwnym kierunku. Martwe komórki nie poruszają się, a jedynie orientują wzdłuż linii pola magnetycznego. Warto też wspomnieć, że niektóre MTB (np. śrubowce, łac. *spirilla*) poruszają się z równą łatwością w obu kierunkach, choć zawsze wzdłuż linii pola. Najprawdopodobniej ułatwia im to migrację w głąb kolumny wody lub osadu do obszarów zawierających mniej tlenu. „Błądzenie jest rzeczą ludzką” – bakterie jeszcze na to nie wpadły bądź wpadły dawno temu i dzisiaj już nie błądzą.

Pożytek z magnetycznego kompasu nie zawsze jest oczywisty. Dla MTB żyjących nieco poniżej OATZ jest on w zasadzie zbędny, dlatego przypuszcza się, że magnetosomy mogą służyć także innym celom niż tylko nawigacja (Simmons i in., 2004; Flies i in., 2005). Frankel i in. już w 1997 r. zauważyli w przypadku MTB współdziałanie magnetotaksji i aerotaksji. Magneto-aerotaksja powoduje, że MTB znajdują i utrzymują preferowaną mikrokoncentrację tlenu, a także ułatwia im ona dostęp do obszarów o wyższej zawartości składników odżywczych i akceptorów elektronów, w rezultacie okresowej wędrówki powyżej i poniżej preferowanego poziomu natlenienia (Frankel i in., 2007 i cytacje tamże; Kopp & Kirshvink, 2008; Faivre

& Schüler, 2008) (ryc. 3). Obecnie wydaje się, że zadaniem magnetosomów jest przede wszystkim zwiększenie wydajności chemotaksji i utrzymywanie optymalnej pozycji w obrębie OATZ (Bazyliński & Lefèvre, 2013).

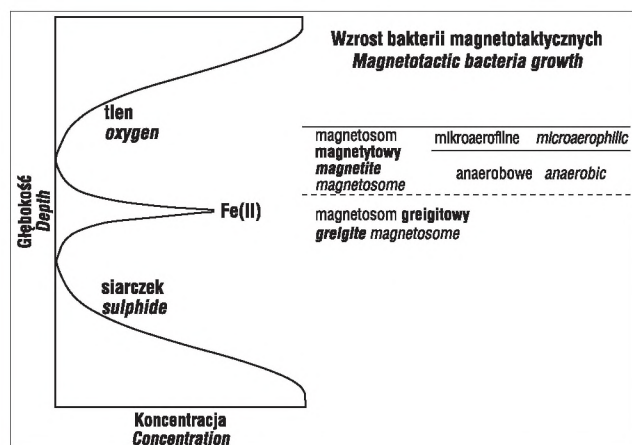
MAGNETOSOMY I ICH MINERAŁY

Magnetosomy to wewnątrzkomórkowe kryształy minerałów magnetycznych, otoczone membraną, złożoną z białek, glikolipidów i fosfolipidów (np. Lefèvre i in., 2011b). Składają się one z cząstek mineralnych, pojedynczych domen magnetycznych, o stosunkowo wąskim przedziale wielkości od 35 do 120 nm (ryc. 4 i 5), który odpowiada zakresowi wielkości pojedynczej domeny o stałym polu magnetycznym zarówno dla magnetytu, jak i greigitu. Magnetosomy są ułożone w jeden lub więcej prostych łańcuchów, niekiedy z odgałęzieniami (Vali & Kirschvink, 1991), wzdłuż osi komórki. Taki łańcuch jest „zamocowany” w komórce, dlatego też jego reorientacja w polu magnetycznym powoduje reorientację całej komórki. Rozmieszczenie przestrzenne magnetosomów w bakteriach może być różne. Na ogół w jednokomórkowych bakteriach jest ono bardziej uporządkowane niż w indywidualnych komórkach MMP. W niektórych MTB (głównie ziarniakach) skupienia magnetosomów występują w formie rozproszonej, często w agregatach, zazwyczaj od strony wici (Cox i in., 2002; Freitas i in., 2003; Zhang i in., 2012).

Magnetyzm w komórkach bakteryjnych, a także jego trwałość w łańcuchach magnetosomów, zostały potwierdzone wieloma metodami, m.in.: holografii elektronowej (Dunin-Borkowski i in., 1998), pomiarów resztkowego namagnesowania pod wpływem pulsowego pola (Hanzlik i in., 2002), spektroskopii rezonansu ferromagnetycznego – FMR (Weiss i in., 2004), mikroskopii sił magnetycznych – MFM (Neves i in., 2010), czy magnetycznego obrazowania w żywych komórkach (Le Sage i in., 2013).

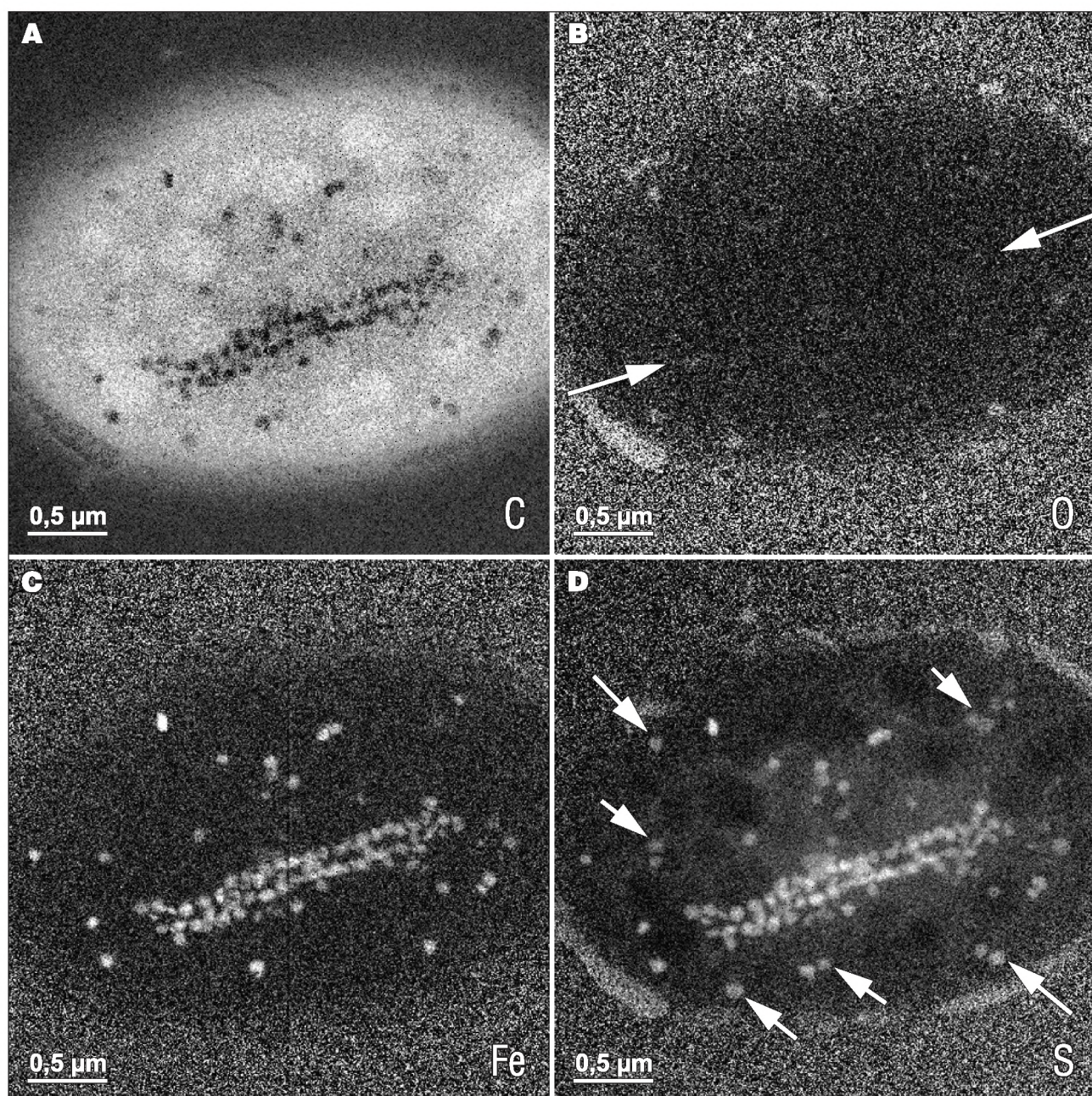
Kształt kryształów magnetosomów jest zróżnicowany: sześciennie-oktaedralne, w kształcie pocisku (ryc. 1B), wydłużone, pryzmatyczne i prostokątne (Lefèvre i in., 2011b). Jest on zazwyczaj zależny od rodzaju bakterii (Bazyliński & Schübbe, 2007). Wielkość kryształów w łańcuchu jest zwykle mniejsza w jego częściach peryferyjnych (Faivre & Schüler, 2008). MTB ściśle wpływają na szereg cech wykazywanych przez magnetosomy: morfologię, skład mineralny, wielkość kryształów i ich wzajemne ułożenie, oraz orientację krystalograficzną, zarówno magnetytu, jak i greigitu. Cechy te są zasadniczo kontrolowane przez chemizm, biochemię i genom gatunku i/lub szczepu bakteryjnego, w którym te minerały występują (np. Meldrum i in., 1993a, b; Komeili i in., 2004). Zmiany warunków wzrostu magnetosomów, np. takie jak: inne składniki chemiczne, pH, Eh, temperatura, siła jonowa i ciśnienie, powodują zmiany ich rozmiarów i pokrojów (Bazyliński & Frankel, 2004; Faivre i in., 2008; Pósfai i in., 2013 i cytacje tamże).

Nie tylko MTB tworzą magnetyczne minerały. Łańcuchy magnetosomów, przypominające te występujące w bakteriach magnetotaktycznych, zostały też zidentyfikowane w wyższych organizmach, np. pstrągach (Diebel i in., 2000), gołębiach (Mora i in., 2004) czy u ludzi (Dunn i in., 1995).



Ryc. 3. Schematyczny zakres chemicznych gradientów i pozycji optymalnych dla wzrostu różnych typów bakterii magneto-taktycznych (z Kopp & Kirschvink, 2008, zmodyfikowane)

Fig. 3. Schematic chemical gradients and optimal positions of growth of various types of magnetotactic bacteria (from Kopp & Kirschvink, 2008, modified)



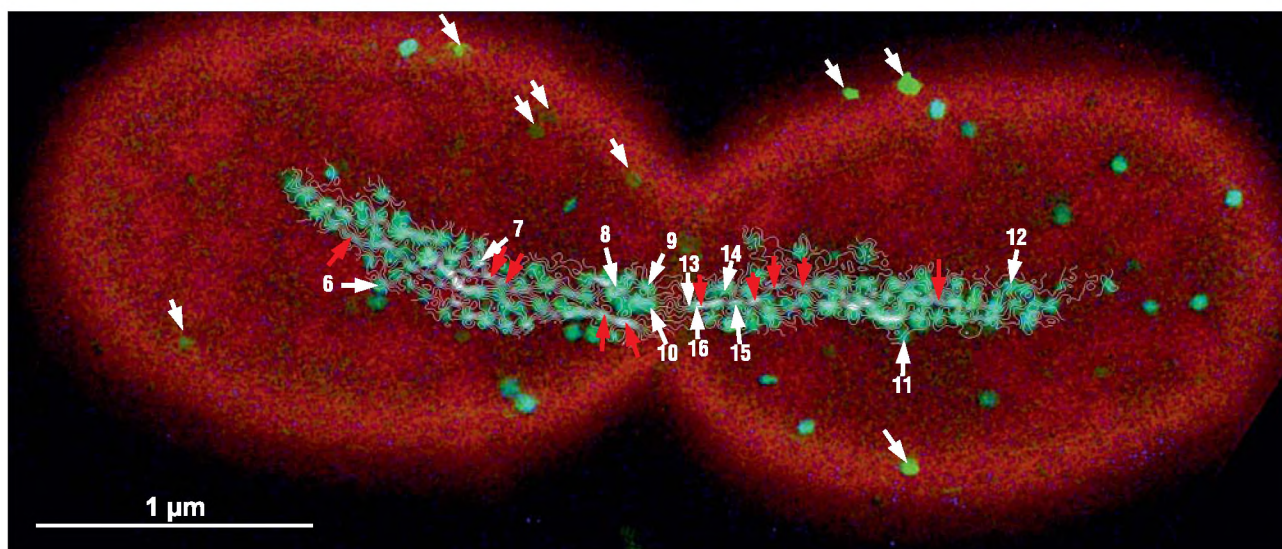
Ryc. 4. Mapy składu chemicznego bakterii magnetotaktycznej z magnetosomami greigitowymi. **A** – mapa sumaryczna po odjęciu węgla; **B** – tlen, strzałkami zaznaczona pozycja łańcuchów; **C** – żelazo; **D** – siarka, strzałkami zaznaczone cząstki nie zawierające żelaza (z Kasama i in., 2006, za zgodą American Mineralogist)

Fig. 4. Chemical mapping of of magnetotactic bacteria producing greigite magnetosomes. **A** – map after deduction of carbon; **B** – oxygen, arrows denote position of chains; **C** – iron; **D** – sulphur, arrows denote particles without iron (from Kasama et al., 2006, with permission of American Mineralogist)

Magnetyt

Prekursorem magnetytu jest najprawdopodobniej amorficzna faza tlenku żelaza (Mann & Frankel, 1989). Kryształy magnetytu wykazują stosunkowo wysoki stopień krystalograficznej doskonałości. Ich wyidealizowane morfologie pochodzą z kombinacji form $\{111\}$, $\{110\}$ i $\{100\}$. Niektóre formy powstają w sposób regularny, podczas gdy inne tworzą wydłużone kryształy, co sugeruje anizotropowe warunki wzrostu, np. gradient temperaturowy, gradient chemiczny lub też anizotropowy dopływ jonów (Devouard i in., 1998). Wzrost magnetosomów, szczególnie tych o pokroju anizotropowym, występuje zazwyczaj w dwóch stadiach: początkowo izometrycznym, a następnie

wydłużania się kryształów (Mann i in., 1987, Li i in., 2010). Faivre i in. (2008) zasugerowali, że rozmiar i morfologia kryształów jest uzależniona od tempa wychwytu żelaza, jednakże późniejsze badania eksperymentalne Moiescu i współpracowników (2011) wykazały, że także zmienne pH prowadzi do zróżnicowanej liczby, morfologii i rozmiarów magnetytu w MTB. Magnetosomy magnetytu w tych bakteriach cechują się zazwyczaj wysoką czystością chemiczną, wąskim przedziałem wielkości i szczególną morfologią oraz ułożeniem w komórce (np. Schüller i in., 1999; Moiescu i in., 2008). Niektóre morfologie magnetosomów magnetytu są tak specyficzne, że można je uznać za znakomite biomarkery (Farina i in., 1994; Lefèvre i in., 2009).



Ryc. 5. Obraz podziału bakterii magnetotaktycznej, złożony z mapy składu chemicznego i indukcji magnetycznej – strzałki przy magnetosomach: numerowane białe – greigit, czerwone – magnetyt, nienumerowane – cząstki nie zawierające żelaza (z Kasama i in., 2006, za zgodą American Mineralogist)

Fig. 5. Image of dividing magnetotactic bacteria, composed of chemical map and magnetic induction – arrows at magnetosomes: numbered white – greigit, red – magnetite, not-numbered – particles without iron (from Kasama et al., 2006, with permission of American Mineralogist)

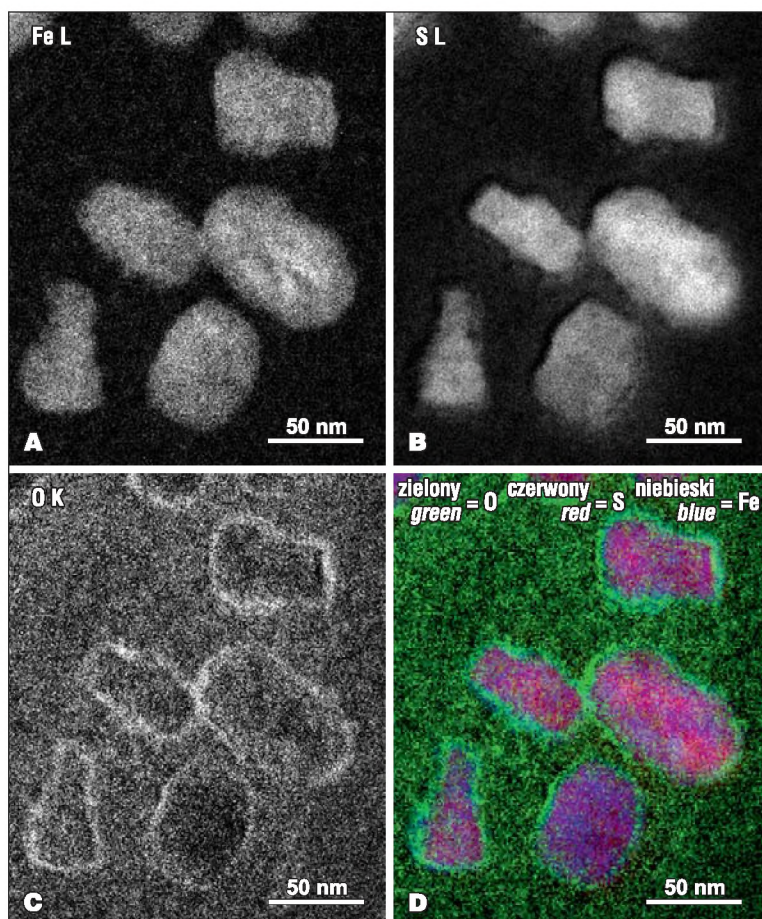
Greigit

Badania greigitu są znacznie mniej zaawansowane, bowiem nie udaje się go otrzymać w bakteriach hodowanych w laboratorium. Kryształy greigitu powstają najprawdopodobniej z niemagnetycznych prekursorów, takich jak mackinawit (tetragonalny FeS) i prawdopodobnie regularny FeS. Mackinawit został zidentyfikowany w świeżych kilkudniowych próbkach (Pósfai i in., 1998b). Badania TEM wykazały, że wiele magnetosomów greigitu o zróżnicowanych kształtach jest agregatami mniejszych cząstek o kształcie płatków, które łączą się w jeden kryształ (Kasama i in., 2006). Generalnie morfologia kryształów greigitu jest podobna do tej w magnetytowych kryształach (Pósfai & Dunin-Borkowski, 2006), choć może ona (także krystalograficzne niedoskonałości) być bardzo zróżnicowana, nawet w pojedynczej komórce (Pósfai i in., 1998b). Kryształy greigitu mogą ulegać częściowemu utlenieniu i wówczas tworzą się obwódki amorficznego tlenku żelaza (Lins & Farina, 1999; Kasama i in., 2006) (ryc. 6). Greigit jest zazwyczaj czystym minerałem, chociaż zaobserwowano także podstawienia miedzi za żelazo w ilości do 12% (Pósfai i in., 1998a).

O proporcjach występowania magnetytu i greigitu w komórkach decydują najprawdopodobniej różne formy genów *mam* (Lefèvre i in., 2011b).

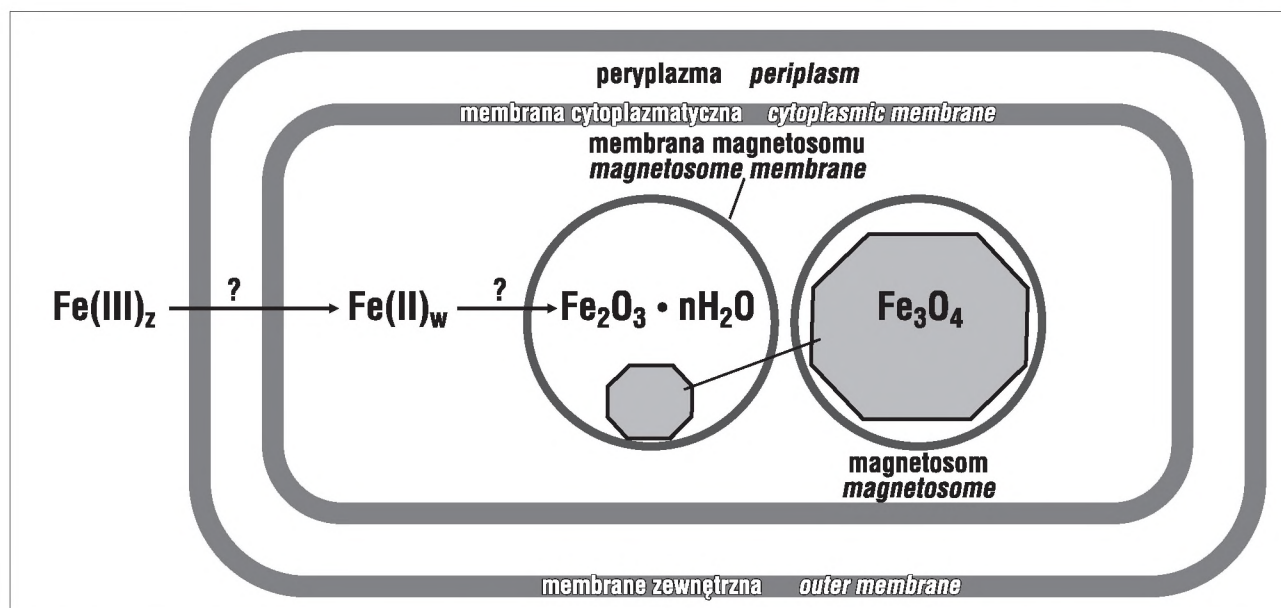
JAK POWSTAJĄ MAGNETOSOMY

Rozwój biogeogenetyki w ostatnich latach spowodował znaczący postęp w badaniach nad genezą bakterii magnetotaktycznych. Proces tworzenia się magnetosomów (ryc. 7) jest zapewne



Ryc. 6. Mapy składu chemicznego komórki (jednej z MMP) z magnetosomami greigitowymi. **A** – Fe (linia L); **B** – S (linia L); **C** – O (linia K); **D** – mapa złożona (po odjęciu tła) Fe, S i O, kryształy posiadają obwódki amorficznego tlenku żelaza (z Kasama i in., 2006, za zgodą American Mineralogist)

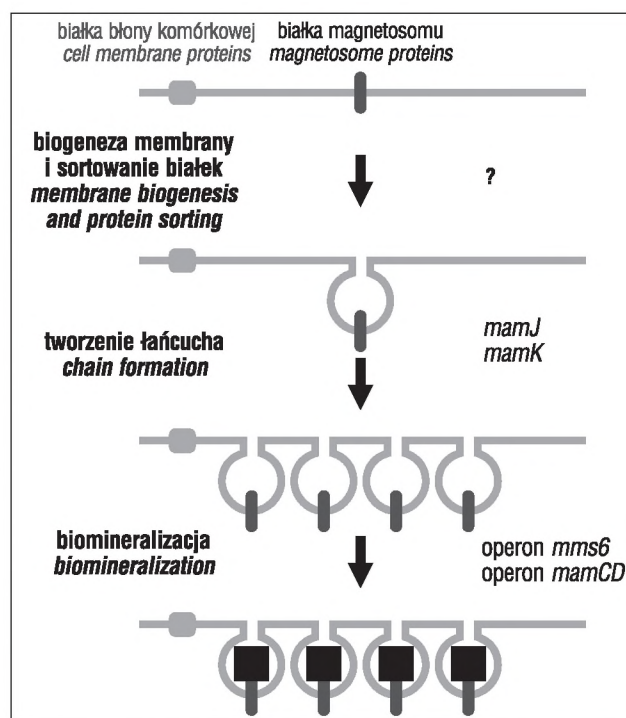
Fig. 6. Chemical maps of cell (in MMP) with greigit magnetosomes. **A** – Fe (line L); **B** – S (line L); **C** – O (line K); **D** – background-subtracted composite map Fe, S and O, note crystals with rims of amorphous iron oxide (from Kasama et al., 2006, with permission of American Mineralogist)



Ryc. 7. Model biomineralizacji magnetytowej w rodzaju *Magnetospirillum* (z Yan i in., 2012, zmodyfikowane)

Fig. 7. Model of magnetite biomineralization in *Magnetospirillum* (from Yan et al., 2012, modified)

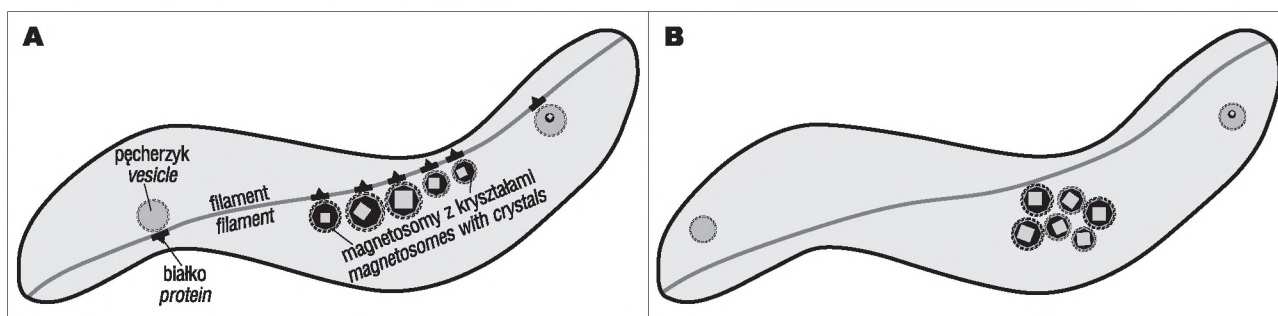
wielostopniowy i bardzo złożony, dlatego też w literaturze można spotkać znacząco różne poglądy. Bardzo rozbudowany schemat powstawania magnetosomów przedstawili Faivre & Schüller (2008). W uproszczeniu, wg Schüllera (2002), w przypadku magnetytu można wyróżnić trzy etapy: (1) wychwyt przez komórkę zewnętrznego żelaza(III) poprzez jego redukcję; (2) następnie żelazo jest powtórnie utleniane do wodorotlenku żelaza o niskiej gęstości, a to odwadnianie do ferrihydrytu o wysokiej gęstości; (3) na koniec częściowa redukcja Fe(III) i dalsze odwodnienie prowadzą do biomineralizacji magnetytu. Analiza XANES sugeruje, że powstawanie ferrihydrytu może następować na rdzeniach bakteryjnej ferrytyny, o słabo krystalicznej strukturze i wysokiej zawartości fosforu (Fdez-Gubieda i in., 2013). Autorzy ci stwierdzili także, że proces transformacji ferrihydrytu do magnetytu jest bardzo szybki. Zdaniem Faivre i in. (2007) MTB mogą wybierać z pożywki zarówno Fe(II), jak i Fe(III), a magnetyt wytrąca się bezpośrednio. Co ciekawe, MTB tworzące magnetyt w warunkach hodowli produkują go nawet wtedy, gdy warunki zmieniają się na redukcyjne, w obecności H_2S (Meldrum i in., 1993a, b). Transfer żelaza z komórki do pęcherzyka jest prawdopodobnie ściśle związany ze specyficznymi białkami (zob. Faivre & Schüller, 2008). Komeili (2007) przedstawił trzyetapowy molekularny model powstania magnetosomu (ryc. 8). Najpierw następuje wkłnięcie (inwaginacja, gastrulacja) wewnętrznej membrany (białka magnetosomu są oddzielane od białek błony komórkowej), następnie wkłnięcia łączą się w łańcuch (przy udziale białek *MamJ* i *MamK*). Dalej żelazo jest przekształcane w wysoce uporządkowane kryształy magnetytu. Na każdym etapie proces powstawania magnetosomu może być modyfikowany przez środowiskowe warunki i stres oraz cykl komórkowy. Powstanie kryształu jest najprawdopodobniej poprzedzone powstaniem pęcherzyka magnetosomu (np. Jogler & Schüller, 2006), czego przykładem może być występowanie pustych lub tylko częściowo wypełnionych pęche-



Ryc. 8. Trójstopniowy model powstawania magnetosomów, modyfikowany cyklem życiowym komórki, stresem komórkowym i warunkami środowiskowymi (z Komeili i in., 2007, zmodyfikowane)

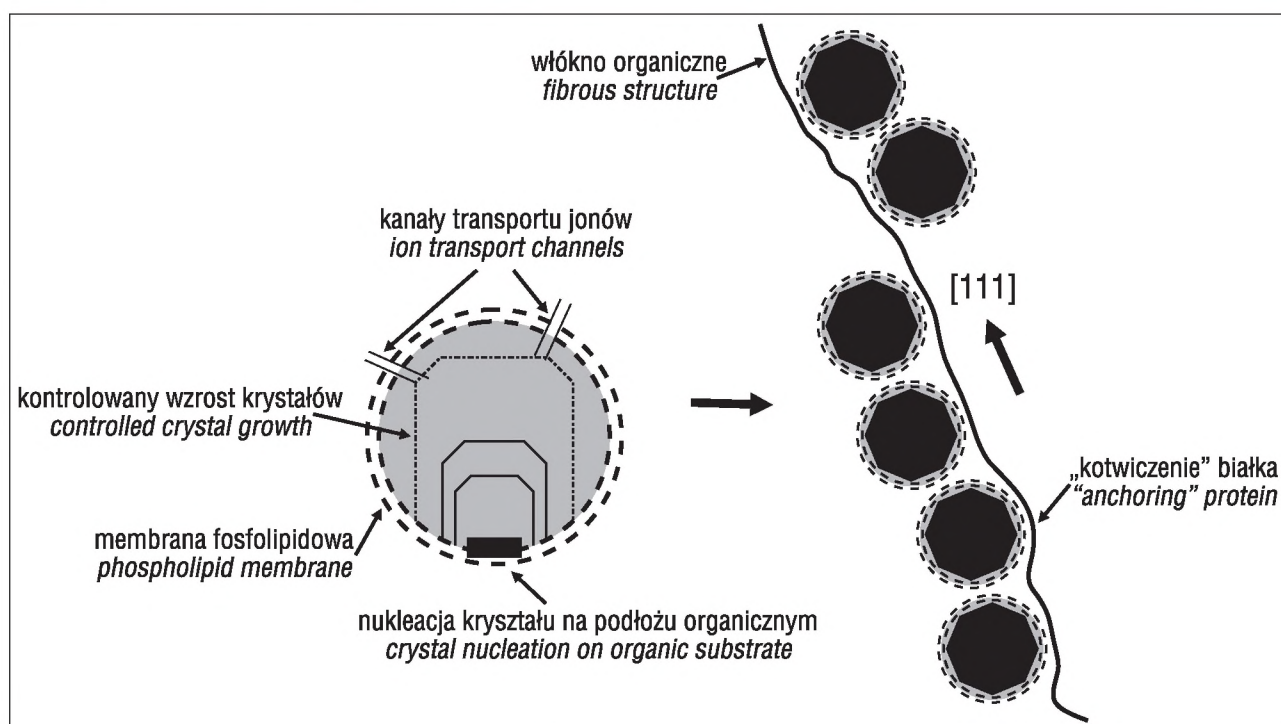
Fig. 8. Three-stage model of magnetosome formation, modified by cell life cycle, cell stress and environmental conditions (from Komeili et al., 2007, modified)

ryków w bakteriach hodowanych przy niedoborze żelaza (np. Bazylinski & Frankel, 2004; zob. także ryc. 4 i 5). Magnetosomy przytwierdzają się do cytoszkieletowego filamentu za pomocą kwasowych białek (Scheffel i in., 2006; ryc. 9 i 10). Jeśli zabraknie odpowiednich białek, magnetosomy nie będą się przyczepiać do filamentu, lecz tworzyć luźne agregaty wewnątrz komórki (ryc. 9B).



Ryc. 9. Model tworzenia się łańcucha magnetosomów (magnetytowych) w MTB. **A** – komórka dzika – białko *MamJ* kotwiczy do cytoszkieletowego filamentu pęcherzyki magnetosomów, ze wzrastającymi następnie kryształami; **B** – komórka zmutowana Δ *MamJ* – pęcherzyki rozproszone w komórce, skupiają się po powstaniu w nich kryształów (z Scheffél i in., 2006, zmodyfikowane)

Fig. 9. Model of magnetosome (magnetite) formation in MTB. **A** – wild cell – protein *MamJ* anchoring magnetosome vesicles to cytoskeletal filament, with subsequently growing crystals; **B** – mutated cell of Δ *MamJ* – vesicles dispersed in cell they aggregate after crystals formation (from Scheffél et al., 2006, modified)



Ryc. 10. Stadia kontrolowanej biologicznie mineralizacji (BCM) w MTB (na przykładzie komórek tworzących magnetyt). Nieorganiczny kryształ zarodkuje i wzrasta w pęcherzyku magnetosomu, który przytwierdza się do cytoszkieletowego filamentu przy pomocy kwasowych białek (z Pósfai & Dunin-Borkowski 2006, częściowo za Scheffél i in., 2006, zmodyfikowane)

Fig. 10. Stages of biologically controlled mineralization (BCM) in MTB (exemplified by magnetite-forming cells). Inorganic crystal nucleates and grows inside magnetosome vesicle attaching to cytoskeletal filament by means of acidic proteins (from Pósfai & Dunin-Borkowski, 2006, partly after Scheffél et al., 2006, modified)

KOPALNE MTB

W ostatnich latach pojawia się coraz więcej informacji, że kopalne magnetosomy mogą występować w osadach i skałach osadowych w znaczących ilościach (np. Pan i in., 2005; Larrasoaña i in., 2014). Problemem jest ich identyfikacja z powodu współwystępowania w skale podobnych kryształów o odmiennej genezie. Należy przy tym pamiętać, że w procesach diagenetycznych magnetyt może ulegać np. maghemityzacji (Simmons & Edwards, 2007), a greigit przechodzić w pirit (Schoonen, 2004) bądź utleniać się, np. do hematytu, magnetytu czy getytu (np. Suk i in., 1990; Mücke i in., 1999). Na podstawie badań mineralogicznych, izotopowych i magnetycznych opracowano

szereg kryteriów pozwalających rozróżnić pochodzenie magnetytu (zob. cytacje w Faivre & Schüller, 2008). Kryteria te były brane pod uwagę na przykład w debacie nad prawdopodobnie biogenicznym pochodzeniem magnetytowych nanokryształów w słynnym marsjańskim meteorycie ALH84001 (np. McKay i in. 1996; Friedmann i in., 2001). Interesujące są możliwości wykorzystania kopalnych MTB w naukach geologicznych, np.: jako wskaźniki paleośrodowiskowe (Chang & Kirshvink, 1989; Thomas-Kerpta i in., 2002). MTB mogą także być stosowane do oceny środowisk słodkowodnych (Snowball i in., 2002), w badaniach paleomagnetycznych (Bazyłinski & Schübbe, 2007), jako biomarkery (Moisesescu i in., 2014) oraz w badaniach cykli siarki i żelaza w osadach (Simmons & Edwards,

2007). Możliwe, że po obumarciu kolonii magnetotaktycznych bakterii uwolnione kryształy greigitu, z ich magnetycznymi właściwościami, mogą tworzyć framboidalne agregaty, przekształcane następnie w piryt (Sawłowicz, 2000).

WYKORZYSTANIE MTB

Istnieje coraz większe zapotrzebowanie na nanomagnetyczne cząsteczki. Niestety produkcja w temperaturze pokojowej syntetycznych monodispersyjnych nanocząsteczek o stałej domenie magnetycznej jest niezwykle trudna (zob. Baumgartner i in., 2013; Prozorov i in., 2013). Natura radzi sobie znacznie lepiej w tym względzie w wyniku biomineralizacji magnetosomów przez bakterie magnetotaktyczne. Niestety hodowla MTB jest bardzo trudna, a głównym problemem jest uzyskanie wysokiej wydajności. Ostatnie intensywne poszukiwania nowych dróg pozyskiwania magnetosomów dają jednak nadzieję na szybsze przełamanie impasu. Niedawno grupie badaczy (Kolinko i in., 2014) udało się biosyntetyzować magnetosomy w obcym organizmie, przez przeniesienie niewielkiego zestawu genów z bakterii magnetotaktycznej.

Przegląd różnych zastosowań MTB można znaleźć w pracach Faivre'a & Schülera (2008) oraz Yana i in. (2012 i cytacje tamże). Wykorzystanie praktyczne magnetosomów wynika z ich szczególnych cech: ferromagnetyzmu, nanorozmiarów, wąskiego przedziału wielkości, łatwości rozdzielania (niesklejania się) oraz membranowej otoczki (Liu i in., 2010). Magnetosomy mogą być szczególnie użyteczne np. w nanotechnologii medycznej (markowanie magnetyczne), w produkcji leków czy jako nośniki genów w leczeniu nowotworów. Xiang i in. (2007) wprowadzili oczyszczone i wysterylizowane magnetosomy do fibroblastów myszy bez szkody dla tych ostatnich.

MTB mogą mieć zastosowanie nawet w produkcji paliw. Uczeni z Los Alamos National Laboratory uzyskali patent na alternatywną technologię wytwarzania biopaliw z magnetotaktycznych glonów (*Magnetotactic algae and methods of use* – US 20130210064 A1). Coraz ciekawsze staje się zastosowanie MTB w nanorobotyce. Dla pobudzenia wyobraźni i rozluźnienia warto obejrzeć film na YouTube, żeby zobaczyć jak przy pomocy MTB i komputera zbudować małą piramidę (<https://www.youtube.com>).

Pragnę podziękować Mihály Pósfai i redakcji American Mineralogist za udostępnienie zdjęć i wyrażenie zgody na ich publikację, a Waldemarowi Obcowskiemu za przygotowanie figur. Szczególne podziękowania kieruję do Mariusza Kędzierskiego za korektę manuskryptu i cenne uwagi krytyczne. Publikacja wsparta z funduszy DS (ING UJ).

LITERATURA

ARAUJO A.C.V., ABREU F., TAVARES SILVA K., BAZYLINSKI D.A. & LINS U. 2015 – Magnetotactic bacteria as potential sources of bio-products. *Mar. Drugs*, 13: 389–430.
BAUMGARTNER J., BERTINETTI L., WIDDRAT M., HIRT A.M. & FAIVRE D. 2013 – Formation of magnetite nanoparticles at low temperature: from superparamagnetic to stable single domain particles. *PLoS ONE*, 8. DOI: 10.1371/journal.pone.0057070.
BAZYLINSKI D.A. & FRANKEL R.B. 2004 – Magnetosome formation in prokaryotes. *Nature Rev. Microbiol.*, 2: 217–230.
BAZYLINSKI D.A. & LEFÈVRE C.T. 2013 – Magnetotactic bacteria from extreme environments. *Life* 3, 295–307.

BAZYLINSKI D.A. & SCHÜBBE S. 2007 – Controlled biomineralization by and applications of magnetotactic bacteria. *Adv. Appl. Microbiol.*, 62: 21–62.
BAZYLINSKI D.A., FRANKEL R.B., HEYWOOD B.R., MANN S., KING J.W., DONAGHAY P.L. & HANSON A.K. 1995 – Controlled biomineralization of magnetite (Fe₃O₄) and greigite (Fe₇S₈) in a magnetotactic bacterium. *Appl. Environ. Microbiol.*, 61: 3232–3239.
BAZYLINSKI D.A., SCHLEZINGER D.R., HOWES B.H., FRANKEL R.B. & EPSTEIN S.S. 2000 – Occurrence and distribution of diverse populations of magnetic protists in a chemically stratified coastal salt pond. *Chem. Geol.*, 169: 319–328.
BAZYLINSKI D.A., LEFÈVRE C.T., & FRANKEL R.B. 2012 – Magnetotactic protists at the oxic-anoxic transition zones of coastal aquatic environments. [W:] A.V. Altenbach, J.M. Bernhard & J. Seckbach (red.), *Anoxia: Evidence for Eukaryote survival and paleontological strategies*. Dordrecht, Springer: 133–143.
BLAKEMORE R. 1975 – Magnetotactic Bacteria. *Science*, 190: 377–379.
CHANG S.B.R. & KIRSCHVINK J.L. 1989 – Magnetofossils, the magnetization of sediments, and the evolution of magnetite. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, 17: 169–195.
COX B.L., POPA R., BAZYLINSKI D.A., LANOIL D., DOUGLAS S., BELZ A., ENGLER D.L. & NEALSON K.H. 2002 – Organization and elemental analysis of P-, S-, and Fe-rich inclusions in a population of freshwater magnetococci. *Geomicrobiol. J.*, 19: 387–406.
DE ARAUJO T.F.F., PIRES M.A., FRANKEL R.B. & BICUDO C.E.M. 1986 – Magnetite and magnetotaxis in algae. *Biophys. J.*, 50: 375–378.
DEVOUARD B., PÓSFAI M., HUA X., BAZYLINSKI D.A., FRANKEL R.B. & BUSECK P.R. 1998 – Magnetite from magnetotactic bacteria: Size distributions and twinning. *Am. Mineral.*, 83: 1387–1398.
DIEBEL C.E., PROKSCH R., GREEN C.R., NELLSON P. & WALKER M.M. 2000 – Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature*, 406: 299–302.
DU H., CHEN Y., ZHANG R., PAN H., ZHANG W., ZHOU K., WU L. & XIAO T. 2015 – Temporal distributions and environmental adaptations of two types of multicellular magnetotactic prokaryote in the sediments of Lake Yuehu, China. *Environ. Microbiol. Rep.*, 7: 538–546.
DUNIN-BORKOWSKI R.E., MCCARTNEY M.R., FRANKEL R.B., BAZYLINSKI D.A., PÓSFAI M. & BUSECK P.R. 1998 – Magnetic microstructure of magnetotactic bacteria by electron holography. *Science*, 282: 1868–1870.
DUNN J.R., FULLER M., ZOEGER J., DOBSON J., HELLER F., HAMMANN J., CAINE E. & MOSKOWITZ B.M. 1995 – Magnetic material in the human hippocampus. *Brain Res. Bull.*, 36: 149–153.
FAIVRE D. & SCHÜLER D. 2008 – Magnetotactic bacteria and magnetosomes. *Chem. Rev.*, 108: 4875–4898.
FAIVRE D., BOTTGER L.H., MATZANKE B.F. & SCHÜLER D. 2007 – Intracellular magnetite biomineralization in bacteria proceeds by a distinct pathway involving membrane-bound ferritin and an iron(II) species. *Angew. Chem. Int. Ed.*, 46: 8495–8499.
FAIVRE D., MENGUY N., PÓSFAI M. & SCHÜLER D. 2008 – Environmental parameters affect the physical properties of fast-growing magnetosomes. *Am. Mineral.*, 93: 463–469.
FARINA M., MOTTA DE ESQUIVEL D., LINS DE BARROS H.G.P. 1990 – Magnetic iron-sulphur crystals from a magnetotactic microorganism. *Nature*, 343: 256–258.
FARINA M., KACHAR B., LINS U., BRODERICK R. & DEBARROS H.L. 1994 – The observation of large magnetite (Fe₃O₄) crystals from magnetotactic bacteria by electron and atomic-force microscopy. *J. Microscopy-Oxford*, 173: 1–8.
FDEZ-GUBIEDA M.L., MUELA A., GARCÍA PRIETO A. & OLIVI L. 2013 – Magnetite biomineralization in *Magnetospirillum gryphiswaldense*: time-resolved magnetic and structural studies. *ACS Nano*, 7: 3297–3305.
FLIES C.B., JONKERS H.M., DE BEER D., BOSSELMANN K., BOTTCHER M.E. & SCHÜLER D. 2005 – Diversity and vertical distribution of magnetotactic bacteria along chemical gradients in freshwater microcosms. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 52: 185–195.
FRANKEL R.B. 2009 – The discovery of magnetotactic/magnetosensitive bacteria. *Chinese Jour. Oceanol. Limnol.*, 27: 1–2.
FRANKEL R.B., BAZYLINSKI D.A., JOHNSON M.S. & TAYLOR B.L. 1997 – Magneto-aerotaxis in marine coccoid bacteria. *Biophys. J.*, 73: 994–1000.
FRANKEL R.B., WILLIAMS T.J. & BAZYLINSKI D.A. 2007 – Magneto-aerotaxis [W:] Schüler D. (red.), *Magnetoreception and magnetosomes in bacteria*. Microbiology Monographs, 3, Springer, Heidelberg: 1–24.
FREITAS F., KEIM C.N., KACHAR B., FARINA M. & LINS U. 2003 – Envelope ultrastructure of uncultured naturally occurring magnetotactic cocci. *FEMS Microbiol. Lett.*, 219: 33–38.

- FRIEDMANN E.I., WIERZCHOS J., ASCASO C. & WINKLHOFFER M. 2001 – Chains of magnetite crystals in the meteorite ALH84001: Evidence of biological origin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98: 2176–2181.
- GORBY Y.A., BEVERIDGE T.J. & BLAKEMORE R.P. 1988 – Characterization of the bacterial magnetosome membrane. *Jour. Bacteriol.*, 170: 834–841.
- HANZLIK M., WINKLHOFFER M. & PETERSEN N. 2002 – Pulsed-field-remnance measurements on individual magnetotactic bacteria. *Jour. Magn. Mater.*, 248: 258–267.
- <https://www.youtube.com/watch?v=fCSOdQK5PIY#t=123> – Swarm of Bacteria Builds Tiny Pyramid.
- <http://kalcyt.blogspot.com/2013/09/co-ma-sperma-i-katar-do-liczby-reynolds.html> – Co ma sperma i katar do liczby Reynolds.
- JOGLER C. & SCHÜLER D. 2006 – Genetic analysis of magnetosome biomineralization. [W:] Schüler D (red.), *Magnetoreception and magnetosomes in bacteria*. Springer, Berlin: 133–161.
- KASAMA T., PÓSFAL M., CHONG R.K.K., FINLAYSON A.P., BUSECK P.R., FRANKEL R.B. & DUNIN-BORKOWSKI R.E. 2006 – Magnetic properties, microstructure, composition and morphology of greigite nanocrystals in magnetotactic bacteria from electron holography and tomography. *Am. Mineral.*, 91: 1216–1229.
- KEIM C.N., LINS U. & FARINA M. 2003 – Iron oxide and iron sulfide crystals in magnetotactic multicellular aggregates. *Acta Microsc.*, 12: 3–4.
- KOLINKO I., LOHBE A., BORG S., RASCHDORF O., JOGLER C., TU Q., PÓSFAL M., TOMPA E., PLITZKO J.M., BRACHMANN A., WANNER G., MÜLLER R., ZHANG Y. & SCHÜLER D. 2014 – Biosynthesis of magnetic nanostructures in a foreign organism by transfer of bacterial magnetosome gene clusters. *Nature Nanotech.*, 9: 193–197.
- KOMEILI A. 2007 – Molecular Mechanisms of Magnetosome Formation. *Ann. Rev. Biochem.*, 76: 351–366.
- KOMEILI A., VALI H., BEVERIDGE T.J. & NEWMAN D.K. 2004 – Magnetosome vesicles are present before magnetite formation, and *MamA* is required for their activation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101: 3839–3844.
- KOPP R.E., & KIRSCHVINK J.L. 2008 – The identification and biogeochemical interpretation of fossil magnetotactic bacteria. *Earth-Science Rev.*, 86: 42–61.
- LARRASOANA J.C., LIU Q., HU P., ROBERTS A.P., MATA P., CIVIS J., SIERRO F.J. & PÉREZ-ASENSIO J.N. 2014 – Paleomagnetic and paleoenvironmental implications of magnetofossil occurrences in late Miocene marine sediments from the Guadalquivir Basin, SW Spain. *Front. Microbiol.*, 5: 1–15.
- LEFÈVRE C.T. & BAZYLINSKI D.A. 2013 – Ecology, diversity, and evolution of magnetotactic bacteria. *Microbiol. Molec. Biol. Rev.*, 77: 497–526.
- LEFÈVRE C.T., BERNADAC A., YU-ZHANG K., PRADEL N. & WU L.F. 2009 – Isolation and characterization of a magnetotactic bacterial culture from the Mediterranean Sea. *Environ. Microbiol.*, 11: 1646–1657.
- LEFÈVRE C.T., MENGUY N., ABREU F., LINS U., PÓSFAL M., PROZOROV T., PIGNOL D., FRANKEL R.B. & BAZYLINSKI D.A. 2011a – A Cultured Greigite-Producing Magnetotactic Bacterium in a Novel Group of Sulfate-Reducing Bacteria. *Science*, 334: 1720–1723.
- LEFÈVRE C.T., ABREU F., LINS U. & BAZYLINSKI D.A. 2011b – A bacterial backbone: magnetosomes in magnetotactic bacteria [W:] Rai M. & Duran N. (red.), *Metal nanoparticles in microbiology*. Springer, Berlin: 75–102.
- LE SAGE D., ARAI K., GLENN D.R., DEVIENCE S.J., PHAM L.M., RAHN-LEE L., LUKIN M.D., YACOBY A., KOMEILI A. & WALSWORTH R.L. 2013 – Optical magnetic imaging of living cells. *Nature*, 496: 486–489.
- LI J., PAN Y., LIU Q., YU-ZHANG K., MENGUY N., CHE R., QIN H., LIN W., WU W., PETERSEN N. & YANG X. 2010 – Biomineralization, crystallography and magnetic properties of bullet-shaped magnetite magnetosomes in giant rod magnetotactic bacteria. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 293: 368–376.
- LINS U. & FARINA M. 1999 – Organization of cells in magnetotactic multicellular aggregates. *Microbiol. Res.*, 154: 9–13.
- LIU Y., LI G.R., GUO F.F., JIANG W., LI Y. & LI L.J. 2010 – Large-scale production of magnetosomes by chemostat culture of *Magnetospirillum gryphiswaldense* at high cell density. *Microb. Cell Fact.*, 9: 1–8.
- LOWENSTAM H. A. & KIRSCHVINK J. L. 1985 – Iron biomineralization: a geobiological perspective. [W:] J.L. Kirschvink, D.S. Jones & B.J. MacFadden (red.), *Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms*. Plenum Publishing Corp., New York: 3–13.
- MANN S. & FRANKEL R.B. 1989 – Magnetite biomineralization in unicellular microorganisms. [W:] S. Mann, J. Webb & R.J.P. Williams (red.), *Biomineralization: chemical and biochemical perspectives*. VCH Weinheim: 389–426.
- MANN S., SPARKS N.H.C. & BLAKEMORE R. 1987 – Structure, morphology, and crystal growth of anisotropic magnetite crystals in magnetotactic bacteria. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 231: 477–487.
- MANN S., SPARKS N.H.C., FRANKEL R.B., BAZYLINSKI D.A. & JANNASCH H.W. 1990 – Biomineralization of ferrimagnetic greigite (Fe_3S_4) and iron pyrite (FeS_2) in a magnetotactic bacterium. *Nature*, 343: 258–260.
- MCKAY D.S., GIBSON E.K., THOMAS-KEPRTA K.L., VALI H., ROMANEK C.S., CLEMETT S.J., CHILLIER X.D.F., MAECHLING C.R. & ZARE R.N. 1996 – Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in Martian meteorite ALH84001. *Science*, 273: 924–930.
- MELDRUM F.C., HEYWOOD B.R., MANN S., FRANKEL R.B. & BAZYLINSKI D.A. 1993a – Electron microscopy study of magnetosomes in a cultured coccoid magnetotactic bacterium. *Proc. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, 251: 231–236.
- MELDRUM F.C., HEYWOOD B.R., MANN S., FRANKEL R.B. & BAZYLINSKI D.A. 1993b – Electron microscopy study of magnetosomes in two cultured vibroid magnetotactic bacteria. *Proc. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, 251: 237–242.
- MOISESCU C., BONNEVILLE S., TOBLER D., ARDELEAN I. & BENNING L.G. 2008 – Controlled biomineralization of magnetite (Fe_3O_4) by *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Mineral. Mag.*, 72: 333–336.
- MOISESCU C., BONNEVILLE S., STANILAND S., ARDELEAN I. & BENNING L.G. 2011 – Iron uptake kinetics and magnetosome formation by *Magnetospirillum gryphiswaldense* as a function of pH, temperature and dissolved iron availability. *Geomicrobiol. J.*, 28: 590–600.
- MOISESCU C., ARDELEAN I. & BENNING L.G. 2014 – The effect and role of environmental conditions on magnetosome synthesis. *Front. Microbiol.*, 5: 1–15.
- MORA C.V., DAVIDSON M., WILD J.M. & WALKER M.M. 2004 – Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature*, 432: 508–511.
- MUCKE A., BADEJOKO T.A. & AKANDE S.O. 1999 – Petrographic-microchemical studies and origin of the Agbaja Phanerozoic Ironstone Formation, Nupe Basin, Nigeria: a product of a ferruginized ooidal kaolin precursor not identical to the Minette-type. *Mineral. Deposita*, 34: 284–296.
- NEVES C.S., QUARESMA P., BAPTISTA P.V., CARVALHO P.A., ARAUJO J.P., PEREIRA E. & EATON P. 2010 – New insights into the use of magnetic force microscopy to discriminate between magnetic and nonmagnetic nanoparticles. *Nanotechnology*, 21: 1–9.
- PAN Y., PETERSEN N., WINKLHOFFER M., DAVILA A.F., LIU Q., FREDERICH S., HANZLIK M. & ZHU R. 2005 – Rock magnetic properties of uncultured magnetotactic bacteria. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 237: 311–325.
- PÓSFAL M. & DUNIN-BORKOWSKI R.E. 2006 – Sulfides in Biosystems. *Rev. Mineral. Geochem.*, 61: 679–714.
- PÓSFAL M., BUSECK P.R., BAZYLINSKI D.A. & FRANKEL R.B. 1998a – Iron sulfides from magnetotactic bacteria: Structure, composition, and phase transitions. *Am. Mineral.*, 83: 1469–1481.
- PÓSFAL M., BUSECK P.R., BAZYLINSKI D.A. & FRANKEL R.B. 1998b – Reaction sequence of iron sulfide minerals in bacteria and their use as biomarkers. *Science*, 280: 880–883.
- PÓSFAL M., LEFÈVRE C., TRUBITSYN D., BAZYLINSKI D.A. & FRANKEL R. 2013 – Phylogenetic significance of composition and crystal morphology of magnetosome minerals. *Front. Microbiol.*, 4: 1–15.
- PROZOROV T., BAZYLINSKI D.A., MALLAPRAGADA S.K. & PROZOROV R. 2013 – Novel magnetic nanomaterials inspired by magnetotactic bacteria: topical review. *Mater. Sci. Eng.*, 74: 133–172.
- SAWLOWICZ Z. 2000 – Framboids: from their origin to application. *Pr. Mineralog.*, 88: 1–80.
- SCHÉFFEL A., GRUSKA M., FAIVRE D., LINARODIS A., PLITZKO J.M. & SCHÜLER D. 2006 – An acidic protein aligns magnetosomes along a filamentous structure in magnetotactic bacteria. *Nature*, 440: 110–114.
- SCHOONEN M.A.A. 2004 – Mechanisms of sedimentary pyrite formation. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, 379: 117–134.
- SCHÜLER D. 2002 – The biomineralization of magnetosomes in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Int. Microbiol.*, 5: 209–214.
- SCHÜLER D. (red.) 2006 – Magnetoreception and magnetosomes in bacteria. *Microbiol. Monogr* 3. Springer.
- SCHÜLER D., SPRING S. & BAZYLINSKI D.A. 1999 – Improved technique for the isolation of magnetotactic spirilla from a freshwater sediment and their phylogenetic characterization. *Syst. Appl. Microbiol.*, 22: 466–471.
- SIMMONS S.L., SIEVERT S.M., FRANKEL R.B., BAZYLINSKI D.A. & EDWARDS K.J. 2004 – Spatiotemporal distribution of marine magnetotactic bacteria in a seasonally stratified coastal Salt Pond. *Appl. Environ. Microbiol.*, 70: 6230–6239.
- SIMMONS S.L. & EDWARDS K.J. 2007 – Unexpected diversity in populations of the many-celled magnetotactic prokaryote. *Environ. Microbiol.*, 9: 206–215.

- SIMMONS S.L., BAZYLINSKI D.A. & EDWARDS K.J. 2006 – South seeking magnetotactic bacteria in the Northern Hemisphere. *Science*, 311: 371–374.
- SNOWBALL I., ZILLEN L. & SANDGREN P. 2002 – Bacterial magnetite in Swedish varved lake sediments: a potential bio marker of environmental change. *Quat. Int.*, 88: 13–19.
- SPRING S. & BAZYLINSKI D.A. 2000 – Magnetotactic bacteria. *Prokaryotes*, 2: 842–862.
- SPRING S., AMANN R., LUDWIG W., SCHLEIFER K.H., VAN GEMERDEN H. & PETERSEN N. 1993 – Dominating role of an unusual magnetotactic bacterium in the microaerobic zone of a freshwater sediment. *Appl. Environ. Microbiol.*, 59: 2397–2403.
- SUK D., PEACOR D.R. & VAN DER VOO R. 1990 – Replacement of pyrite framboids by magnetite in limestone and implications for paleomagnetism. *Nature*, 345: 611–613.
- THOMAS-KEPRTA K.L., CLEMETT S.J., BAZYLINSKI D.A., KIRSCHVINK J.L., MCKAY D.S., WENTWORTH S.J., VALI H., GIBSON E.K. JR. & ROMANEK C.S. 2002 – Magnetofossils from ancient Mars: a robust biosignature in the martian meteorite ALH84001. *Appl. Environ. Microbiol.* 68: 3663–3672.
- VALI H. & KIRSCHVINK J.L. 1991 – Observations of magnetosome organization, surface structure, and iron biomineralization of undescribed magnetic bacteria: evolutionary speculations [W:] R.B. Frankel & R.P. Blakemore (red.), *Iron Biominerals* Plenum. New York, Plenum Press: 97–115.
- XIANG L., WEI J., JIANBO S., GUILI W., FENG G. & YING L. 2007 – Purified and sterilized magnetosomes from *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1 were not toxic to mouse fibroblasts in vitro. *Lett. Appl. Microbiol.*, 45: 75–81.
- YAN L., ZHANG S., CHEN P., LIU H., YIN H. & LI H. 2012 – Magnetotactic bacteria, magnetosomes and their application. *Microbiol. Res.*, 167: 507–519.
- WEISS B.P., KIMC S.S., KIRSCHVINK J.L., KOPPA R.E., SANKARAND M., KOBAYASHI M. & KOMEILI A. 2004 – Ferromagnetic resonance and low-temperature magnetic tests for biogenic magnetite. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 224: 73–89.
- ZHANG W.-Y., ZHOU K., PAN H.-M., YUE H.-D., JIANG M., XIAO T. & WU L.-F. 2012 – Two genera of magnetococci with bean-like morphology from intertidal sediments of the Yellow Sea, China. *Appl. Environ. Microbiol.*, 78: 5606–5611.

Praca wpłynęła do redakcji 7.09.2015 r.

Akceptowano do druku 14.03.2016 r.